不同温度和温周期下白茨粗角萤叶甲的实验生命表*

贺达汉　田畴

（宁夏农学院农学系，永宁）

摘要　本文分析了七级恒温和五组变温条件下白茨粗角萤叶甲（*Diorhabda rybakowi* Weise）的种群生长，组建了生命表。得知不同恒温与幼期存活率的关系呈二次曲线型变化；变温对幼期存活率的影响受其变幅大小的影响，23—31℃ 的变温有利于该虫的世代存活。成虫寿命和产卵量随试验温度上升分别呈现"S"形下降和二次曲线趋势；变温下成虫寿命延长，产卵量明显增高。采用 Weibull 函数模型能很好地模拟试验温度和温周期条件下种群世代死亡率的变化。在 19—35℃ 恒温下，种群周限增长率可用二次曲线方程表示。在 17.8—37.8℃ 种群生长为增长趋势。在变温下，种群周限增长率和变温的变幅呈负相关。在平均温度为 27℃、变幅为 25.1℃ 时，种群生长保持稳定。

关键词　粗角萤叶甲　温度效应　温周期效应　生命表

温度是昆虫生活环境的基本要素之一，它对昆虫的发育、存活和繁殖等均有着重要的影响。生命表是研究环境因素对昆虫种群数量变动影响的重要方法。自 1921 年 Pear 用生命表研究果蝇（*Drosophila melanogaster* Meigen）的实验种群增长规律以来，运用生命表分析昆虫种群动态的报道很多。一些作者就不同温湿度组合对昆虫发育和存活的影响，组建生命表，提出昆虫种群动态模拟模式等方面作了大量工作（Morris, 1970; Hardman, 1976; Wagner, 1988; 吴坤君，1978）。一些作者组建不同变幅的温周期条件，讨论变温对昆虫发育、存活、繁殖力和成虫寿命等方面的影响，提出了不同变温条件下昆虫种群动态的模拟模式（Rock, 1985; Hogg, 1985; Mack, 1986）。

白茨粗角萤叶甲（*Diorhabda rybakowi* Weise）属鞘翅目叶甲科萤叶甲亚科粗角萤叶甲属，是为害固沙植物白茨（*Nitraria* L.）的重要害虫之一。它食性单一，抗逆性强，对残酷多变的荒漠环境具有较强的适应能力。对于白茨粗角萤叶甲生物学及防治等方面的研究我们已另文报道（田畴等，1988）。本文着重总结温度和温周期与白茨粗角萤叶甲种群数量变动的关系，为了解该虫对荒漠温度变化的适应性，发展控制理论提供依据。其结果如下。

材 料 与 方 法

实验条件　1. 恒温：选用 17℃、19℃、23℃、27℃、31℃、35℃、37℃ 七级温度，湿度为 50—70%。实验所用温箱为 3 台上海生产的 DL-302 型调温调湿箱和 4 台天津生产的恒温箱，温差均为 ±0.5℃，恒温箱以 NaOH 水溶液控制湿度。全黑暗下饲养。2. 变温：

本文于 1987 年 11 月收到。

* 本文承中科院动物所丁岩钦教授和本院李刚老师的热情帮助。本院金桂兰，杨淑芬同志，植保 84 级李华、吴宏军同学协助实验。在此一并致谢。

利用上述恒温箱(另加 39℃ 恒温箱一台),每日分 10:8:6 小时;19℃:27℃:39℃、(变幅为 20℃)、19℃:27℃:35℃(变幅为 16℃)、23℃:27℃:35℃(变幅为 12℃)、23℃:27℃:31℃(变幅为 8℃)四组人工变温。方法为每日 8—12 时,将所试昆虫放入 27℃(4 小时),12—18 时转入高温期(39℃、35℃、31℃,6 小时),18—22 时又转入 27℃(4 小时),22时至次日 8 时放入低温期(19℃、23℃,10 小时),依次循环、人工变换。另设一组室内自然变温(变幅约 4℃),以 DWJ 型双金属温度计记录温度。饲养同前。

实验过程 1987 年 4 月下旬在宁夏灵武县磁窑堡白茨草场采集未交配的白茨粗角萤叶甲越冬成虫,雌雄配对后,分别放入 2 × 5cm 的指形瓶内饲养,各处理 20 对成虫。卵期各处理选取该成虫所产大小相对一致的卵块 10 块,孵化期每日检查 2 次。幼虫孵化后,各处理单独饲养 50—100 头幼虫。预蛹后,在饲养瓶内放入少量潮土,作蛹室。成虫羽化后再行配对,继续饲养。每日检查,换食并记录产卵、孵化、脱皮、化蛹、羽化及死亡的数目与时间。上述过程各处理重复 3—4 次。

采用 Weibull 函数模型对各温度和温周期下白茨粗角萤叶甲世代死亡率进行了模拟:

$$F(x) = 1 - \exp\{-[(X - r)/\eta]^{\beta}\}$$

式中:$F(x)$ 为在时间 X 天时种群的死亡率;γ、η、β 为估计参数。参数估计法见 Weibull (1984)。其他函数运算采用常规方法。

结 果 与 分 析

一、温度和温周期对幼期存活的影响

温度和温周期对白茨粗角萤叶甲存活的影响因发育阶段的不同而异。在试验温度内,卵孵化率随着温度的变化呈二次曲线趋势:

$$Y = -249.04 + 21.3984X - 0.3523X^2,\quad \chi^2 = 1.9146 \qquad (1)$$

温度低于 19℃、高于 35℃ 孵化率明显下降。温周期对孵化的影响受其变幅和温度值变化的影响。四种人工变温,平均温度近似相等(约 27℃),卵孵化率在变幅为 20℃ 和 16℃ 二变温中较恒温(27℃)明显低。在 12℃ 和 8℃ 二变温中与恒温中没有明显差别。室内变温为二代,平均温度分别为 22±4.5℃ 和 27±2.8℃,将二值代入(1)式,所得理论值均低于室内实际孵化数,说明适宜变温条件有利于卵的孵化。

幼虫存活率与温度亦呈二次曲线关系:

$$Y = -298.2031 + 30.2696X - 0.6016X^2,\quad \chi^2 = 1.7990$$

温周期对幼虫存活率的影响主要是对 1 龄幼虫存活的影响,在变幅为 20℃ 和 16℃ 二变温中 1 龄幼虫死亡率均超过 60%;其余二变温中其死亡率均较恒温下为低。在20℃ 变幅变温中,虽有 6 小时的 39℃ 的高温,幼虫期仍有 25% 的个体存活,和 35℃ 恒温下的存活率接近,说明高温持续期对幼虫存活影响很大。

在 17—31℃ 恒温下,各温度对预蛹和蛹存活的影响没有明显差异,超过 35℃ 其存活率明显下降。蛹期存活率和变温的变幅成负相关:

$$Y = 91.1 - 2.775X。\quad r = 0.9460 \quad p < 0.01$$

这可能与该虫长期土中化蛹的特性有关。

二、温度和温周期对成虫寿命和产卵量的影响

成虫寿命随温度的上升呈"S"形下降趋势，可配合下述方程式：

$$雌虫\quad Y = 22.26 - \frac{22.26}{1 + \exp(5.6753 - 0.1503X)},\quad \chi^2 = 0.2929 \qquad (2)$$

$$雄虫\quad Y = 19.95 - \frac{19.95}{1 + \exp(6.2158 - 0.1733X)},\quad \chi^2 = 0.7203 \qquad (3)$$

以温周期平均温度值代(2)、(3)式，所得雌、雄成虫理论寿命和实际寿命比较，除 20℃ 变幅变温下成虫寿命较恒温下为短外，其余四组变温下成虫寿命均长于恒温下。

雌虫产卵最适温度为 27—31℃，超过此范围，产卵间距期延长，产卵量下降。各年龄组存活雌虫净产雌率 ($l_x m_x$) 曲线见图 1。雌虫平均产卵块数与温度亦呈二次曲线关系：

$$Y = -16.8974 + 1.3873X - 0.0242X^2,\quad \chi^2 = 0.9654 \qquad (4)$$

变温对雌虫产卵量的影响没有明显规律。以各温周期平均温度值代入(4)式，所得理论产卵块数除 20℃ 变幅变温下为高外，其余四组下均低于实际观察卵量，说明适宜的变温条件有利于成虫产卵。

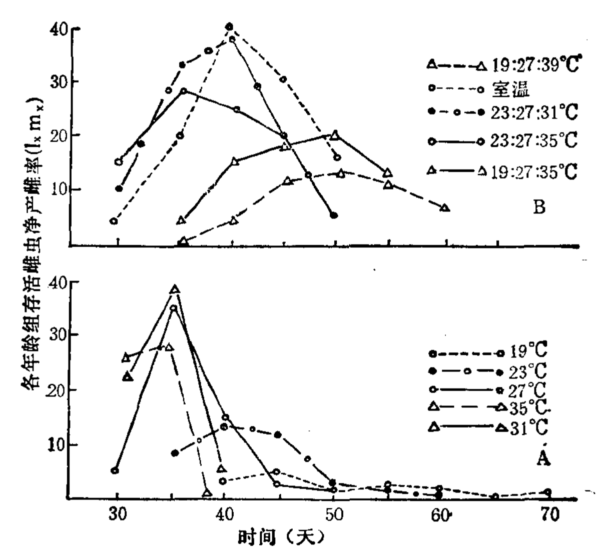


图 1　不同温度和温周期条件下，白茨粗角萤叶甲各年龄组存活雌虫净产雌率 ($l_x m_x$) 曲线
（A. 恒温，　B. 温周期）

三、在试验温度和温周期下白茨粗角萤叶甲种群生长模拟模型

图 2 综合了不同温度和温周期下，白茨粗角萤叶甲世代存活率曲线。整个世代死亡率采用 Weibull 函数模型模拟，其种群死亡率 $F(x)$ 与时间 X 天的关系可配合下述方程式（图 3）：

$$恒温下：F(x) = 1 - \exp\{-[(X-9)/18.3456]^{1.4288}\},\quad R^2 = 0.9846 \qquad (5)$$

$$变温下：F(x) = 1 - \exp\{-[(X-7)/14.5770]^{0.87658}\},\quad R^2 = 0.9699 \qquad (6)$$

设 $F(x) = 0.99$，对(5)(6)式分别求解，得知试验温度和温周期下，白茨粗角萤叶甲完成一个世代分别需要 70 天和 83 天。

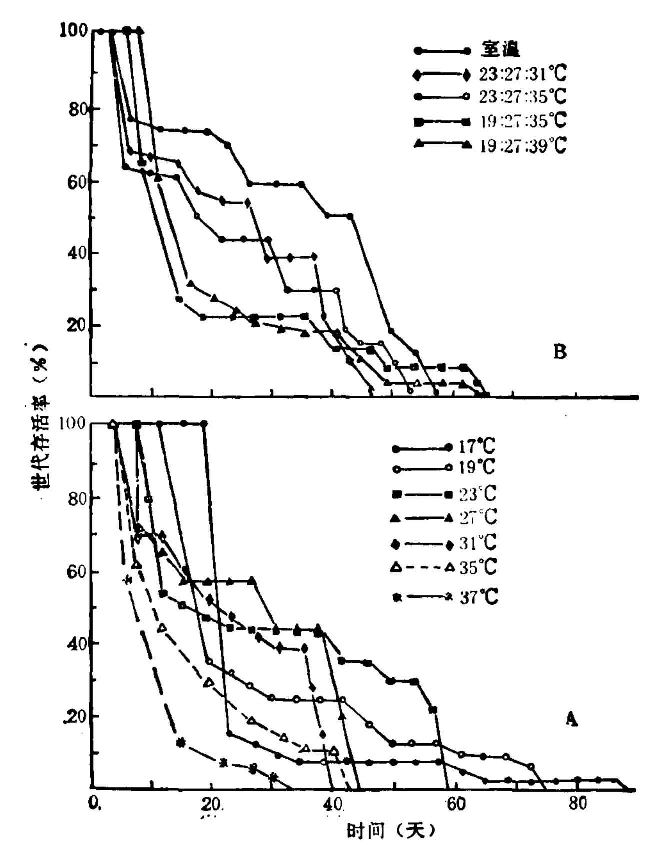


图 2 不同温度和温周期条件下，白茨粗角萤叶甲世代存活率曲线
（A. 恒温， B. 温周期）

四、不同温度和温周期下白茨粗角萤叶甲实验生命表

根据图 1 和图 2 分别表示的不同温度和温周期下，白茨粗角萤叶甲各年龄组净产雌率和存活率建立年龄特征生命表(在 17℃ 雌虫基本不产卵；在 37℃ 蛹不能存活，所以未建立生命表)。性比均假设为 1:1。

由年龄特征生命表估计各温度和温周期下的内禀增长力（表 1)。其中：

$$R_0 = \Sigma l_x m_x \qquad \text{为净增长率}$$

$$T = \frac{\Sigma l_x m_x X}{\Sigma l_x m_x} \qquad \text{为平均世代周期}$$

$$r_m = \frac{\ln R_0}{T} \qquad \text{为内禀增长率}$$

$$\lambda = e^{r_m} \qquad \text{为周限增长率}$$

图 4：A 表示了不同恒温与种群周限增长率的关系，配合曲线得下述方程式：

$$Y = 0.2335 + 0.06392X - 0.00116X^2, \quad X^2 = 0.0108。 \qquad (7)$$

令 $y = 1$，求解得温度 $x_1 = 17.8$℃、$x_2 = 37.8$℃。对方程式(7)求导，得 $x = 27.8$℃，将此值代入(7)式，得 $y = 1.1140$。由此可知，在 17.8—37.8℃ 的温度范围内，种群数量变动为上升趋势，在 27.8℃ 时、种群周限增长率最高（1.1140)，温度高于 37.8℃ 或低于

表 1　不同温度和温周期条件下白茨粗角萤叶甲实验种群的 R_0、T、r_m、λ 值

处理 / 项目	温度（℃）					温周期（℃×10 小时：℃×8 小时：℃×6 小时）				
	19	23	27	31	35	19:27:39	19:27:35	23:27:35	23:27:35	室温
R_0	6.44	47.86	79.52	53.37	11.15	4.32	12.65	57.43	71.81	110.2
T	61.71	48.40	40.67	40.49	44.63	55.61	49.10	41.49	40.10	41.34
r_m	0.0302	0.0799	0.1076	0.0982	0.0540	0.0263	0.0517	0.0976	0.1066	0.11375
λ	1.0306	1.0832	1.1136	1.1032	1.0555	1.0267	1.0530	1.1025	1.1125	1.1205

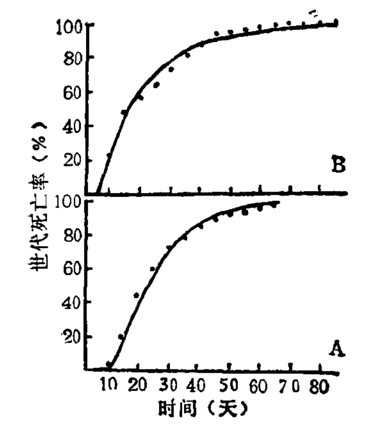


图 3　在试验温度和温周期条件下白茨粗角萤叶甲种群生长模型

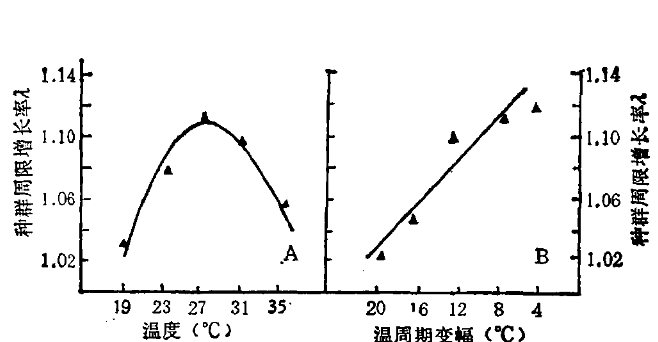


图 4　温度和温周期变幅与白茨粗角萤叶甲种群周限增长率的关系
（A. 恒温，　B. 温周期）

17.8℃ 时种群数量将是下降趋势。在方程式(7)中，当 $x = 37$℃ 时，$y > 1$，说明理论上在 37℃ 恒温下该虫是能够完成其世代发育。而试验中 37℃ 恒温下蛹期不能存活，其误差可能是蛹室过分干燥所致。

图 4：B 为不同变温的变幅与种群周限增长的关系，可配合下述线性方程式：

$$Y = 1.1572 - 0.00623X, \quad r = 0.9600 \quad P < 0.01 \tag{8}$$

令 $Y = 1$，求解(8)式，得温周期变幅 x 为 25.1℃。可知，当平均温度为 27℃ 时，变幅为 25.1℃、种群生长处于稳定状态；当变幅小于 25℃ 时，种群为增长状态。因此可知，变温下种群生长的温度范围比恒温下明显为宽。

讨论与小结

白茨粗角萤叶甲是典型的荒漠草原害虫。5 月初成虫出蛰活动、10 月底以成虫入土越冬。此期间，荒漠草原气候多变，昼夜温差较大。据 1987 年田间记载，白茨灌丛中昼夜温差最高可达 30℃，最热月份日最高气温达 40—43℃。从试验结果看，在 37℃ 恒温下，该虫不能完成世代发育；但在 19℃:27℃:39℃ 的变温下，虽有约 6 小时 39℃ 的高温，种群仍具有一定的增长趋势。从计算结果看，在恒温条件下，种群数量处于增长状态的温度

范围为 17.8—37.8℃，其温差幅度为 20℃。在变温条件下，平均温度为 27℃，变幅小于 25℃时，种群均处于增长趋势。说明高温的持续期对该虫种群生长影响很大，变温有利于该虫种群的生长。事实上，在荒漠草原昼夜温度均在 37℃ 以上的情况是不多见的，特别是白茨粗角萤叶甲在土中化蛹，37℃ 的恒温条件是根本不存在的。因此，变温下白茨粗角萤叶甲种群生长模式则可能是对该虫自然发生情况的较为客观的反映，也反映了荒漠草原昆虫对荒漠温度变化条件的特殊适应。

温度对白茨粗角萤叶甲不同发育阶段的影响各不相同。低温主要影响卵的孵化和 1 龄幼虫的存活；高温主要影响蛹的存活。不同变温对存活率的影响主要是极端的变温条件不利于卵的孵化，1 龄幼虫和蛹的存活。在自然条件下，白茨粗角萤叶甲越冬成虫产卵期和 1 龄幼虫孵化盛期为 5 月上旬至 6 月中旬。因此，5—6 月的恶劣气候条件对该虫种群的发生可能存在着十分重要的抑制作用，这一点在该虫生物学研究中已经证实（田畴等，1988)。

在试验温度内，成虫寿命随着温度的上升呈现“S”形下降趋势。成虫生命活动最适温度为 23—31℃；低温主要影响了成虫取食、交配等正常的生命活动而降低其产卵量；高温则主要影响了成虫体内的生理代谢，缩短了成虫寿命。在适宜的变温条件下，成虫寿命延长，产卵块数比恒温下平均高出 1.0—2.5 块，这可能与“变温更有利于昆虫的生理代谢”有关（Rock, 1986: Mack, 1986)。

白茨粗角萤叶甲一年发生 2 代，发生期为 160—180 天。在试验温度和温周期下，采用 Weibull 函数模型模拟该虫种群世代死亡率。计算得知，在试验温度下，该虫世代周期为 70 天，2代共计 140 天；在试验温周期下，世代周期为 83 天，2 代共计 166 天。因此可以看出变温下该虫种群生长模型能以很好地模拟自然条件下该虫种群的生长。

白茨粗角萤叶甲为单食性。其种群数量增长的快慢，温度是一个主要因素，但食料、湿度以及天敌等也是重要的因素。特别是卵期寄生蜂（*Tetrastichus* sp.）是控制白茨粗角萤叶甲自然种群发生的关键因子，且受气候条件变化的严重影响（贺达汉等，1989)。为此，必需给以足够的重视。

参 考 文 献

田 畴、赵立群、贺达汉 1988 荒漠草原三种叶甲的生物学与防治。中国草地 **5**(5): 24—6。

吴坤君、陈玉平、李明辉 1978 不同温度下的棉龄虫实验种群生命表。昆虫学报 **21**(4):385—92。

贺达汉、田畴、金桂兰 1989 白茨粗角萤叶甲自然种群发生的生物学参数及模拟模型的研究。宁夏农学院学报(1): 37—41。

Hogg, D. B 1985 Potato leafhopper (Homoptera: Cicadellidae) immature development, life tables, and population dynamics under fluctuating temperature regimes. *Environ Entomol.* **14**: 349—55.

Hardman, J. M. 1976 Life table data for use in deterministic and stochastic simulation models predicting the growth of insect populations under Malthusian conditions. *Can. Entomol.* **108**: 897—906.

Mack, T. B. et. al. 1986 Effects of fluctuating diel temperatures on longevity and oviposition rate of adult female lesser cornstalk borers (Lepidoptera: Pyralidae). *Environ. Entomol.* **15**: 715—18.

Morris, R. F. & N. C. Fulten 1970 Models for the development and survival of *Hyphantria Cunea* in relation to temperature and humidity. *Mem. Ent. Soc. Can.* No.70.

Rock, G. C. 1985 Thermal and thermoperiodic effects on larval and pupal development and survival in tufted apple bud moth (Lepidoptera: Tortricidae). *Environ. Entomol.* **14**: 637—40.

Wagner, T. L., H. Wu., P. J. H. Sharper, & R. N. Coulson 1984 Modeling distributions of insect development time: A literature review and application of the Weibull function. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **77**: 475—87.

Wagner, T. L., R. O. Flamm, P. B. Hennier, W. Wu, & R. N. Coulson 1988 A temperature-dependent model of reemergence of *Ips avulsus* (Coleoptera: Scolytidae). *Environ. Entomol.* **17**(2): 192—8.

LIFE TABLES OF *DIORHABDA RYBAKOWI* WEISE AT DIFFERENT TEMPERATURE AND THERMOPERIOD

HE DA-HAN TIAN CHOU

(Department of Agronomy, Ningxia Agricultural College, Yongning)

The influence of temperature and thermoperiod on the population growth of the leaf beetle *Diorhabda rybakowi* Weise was studied in the laboratory and life tables at temperatures from 19° to 35°C and thermoperiods from 4° to 20°C were constructed. The results showed that the influence of temperature on the survival rate differed during the different developmental stages and the highest survival rate for a complete life cycle occurred at 27°C. The life cycle could not be completed at 17°C or 37°C because the eggs could not hatch at the lower temperature and the pupae could not complete develop mant at 37°C. As the temperature rose the longevity of the adult declined in coincidence with an S-shaped curve. During favourable thermoperiods its life span was prolonged and more eggs were laid. The mortality data of the population under the experimental temperatures and thermoperiods were simulated with the Weibull function respectively and the calculated results could portray well the growth trends of the populations. The finite rate of population increase from the life tables may be expressed by the parabolical equation $Y=0.2335+0.06392X-0.00116X^2$. The calculation by this equation showed the population tended to grow within the temperature range between 17.8°C to 37.8°C but remained almost constant at 17.8°C or 37.8°C. With the thermoperiods, the finite rate of population increase calculated from the life tables may be expressed by the linear equation $Y=1.1572-0.00623X$. Population growth remained constant when the temperature difference reached 25.1°C, while it showed an ascending trend when the difference became smaller.

Key words *Diorhabda rybakowi*——temperature effect——thermoperiod effect——life table